- Лижитоп Р. Й. Подвійна закладка os squamosum у Cavia porcellus // Доп. НАН України. Сер.— Природничі, математ. та технічні науки.— 1995.— N 2 (в друку).
- *Шилльгаузен И. И.* Основы сравнительной анатомии.— М.; Л.: Учмедгиз, 1938.— 488 с.
- Beatty B. M. D., Hillemann H. H. Ostcogenesis in the golden hamster // J. Mammal. 1950. 31, N 2. P. 121-134.
- Beer G. R. de. The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon Press, 1937.—552 p.
- Fischer M. S. Zur Ontogenese der Tympanalregion der Procaviidae (Mammalia: Hyracoidea) // Gegenb. Morph. J., Leipzig.— 1989.— 135, H. 6.— S. 795— 840.
- Frick H. Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokranium von Myotis Kaup.— Stuttgart: G.Thieme Verlag, 1954. 102 s.
- Griffithe I. On the "otic element" in Amphibia Salientia // Proc. Zool. Soc. London.— 1954.— 124, N1.— P. 35-50.
- Parker W. K. On the structure and development of the skull in the Mammalia. Pts II, III // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1886. 176. P. 1—275.
- Reinbach W. Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfskeletts von Calyptocephalus Gayi //
  Jen. Z. Wiss. 1939. 72. S. 211-362.
- Stadtmuller F. Kranium und Visceralskelett der Saugetiere // Bolk, Goppert, Kallius, Lubosch: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin, Wien: Urban, Schwarzenberg, 1936. S. 839-1016.
- Thyng E.W. Squamosal bone in tetrapodous Vertebrata // Proc. Boston Soc. Natur. Hist.— 1906.—32, N 11.— P. 387-425.

Інститут зоології НАН України (252601 Київ)

Одержано 19.10.94

УДК 599.426-115.6

## И. И. Дзеверин

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ЗНАЧЕНИЯХ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОСТРОУХОЙ НОЧНИЦЫ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

Статевий диморфізм у значеннях краніометричних ознак гостровухої нічниці (Chiroptera, Vespertilionidae). Дзеверін І. І. — Характер статевого диморфізму істотно відрізняється у різних підвидів М. blythi, а також у популяціях М. b. omani із західної та східної частин підвидового ареалу. У самшів М. b. oxygnathus базальна частина мозкової капсули та міжорбітальний проміжок є ширшими, ніж у самок. Самці й самки із західних популяцій М. b. omani відрізняються передусім довжиною нижнього зубного ряду, який у самців коротший. У самців М. b. omani із східних популяцій нижня щелепа і верхній зубний ряд довші, ніж у самок, а виличні дути розставлені ширше. Череп у сампів М. b. blythi вищий, ніж у самок, виличні дути розставлені вужче, нижня щелепа і нижній зубний ряд коротші, міжмаксилярна відстань більша, а відстань між гілками нижньої щелепи та зубними рядами на рівні третіх молярів — менша. Канонічні дискримінаційні функції, розраховані для 274 екз. М. blythi, дозволяють правильно визначити статеву приналежність 88,7% особин.

Ключові слова: Рукокрилі, *Myotis blythi*, череп, мінливість, статевий диморфізм, Палеарктика.

Sexual Dimorphism Values of Craniometric Characters in Lesser Mouse-Eared Bat (Chiroptera, Vespertilionidae). Dzeverin I. I. — A craniometric study of 274 Myotis blythi specimens representing 3 subspecies (M. b. oxygnathus, M. b. omari, M. b. blythi) shows the presence of sexual dimorphism in variation of certain characters. Sexual dimorphism patterns in different subspecies as well as in western and eastern population groups of M. b. omari are found to be essentially different. Males of M. b. oxygnathus differ from females with wider braincase basilar part and interorbital constriction. In western M. b. omari males the mandibular toothrow is shorter than in females. Zygomatic arches of M. b. omari males from eastern populations are placed broader than in females, and maxillar toothrow and mandible are longer. Cranial height and intermaxillar breadth in M. b. blythi males are larger than in females while zygomatic width is narrower, mandible and mandibular toothrow are shorter, and distances between 3rd lower molars and between mandibular rami are smaller. The use of canonical variates analysis allow to ascertaing the sex of 88,7% of specimens.

Keywords: Chiroptera, *Myotis blythi*, skull, variation, sexual dimorphism, Palaearctics. с и. и. дзеверин, 1995

Для голарктических видов гладконосых рукокрылых (Vespenilionidae) не характерен ярко выраженный половой диморфизм. Вместе с тем имеющиеся данные (Дзеверін, 1994; Дзеверин, 1995; Bogdanowicz, 1992; Dulić, Mrakovćić, 1983-1984; Findley, Traut, 1970; Horácek, Hanák, 1983-1984; Sigmund, 1964 и др.) свидетельствуют о существовании незначительных различий в значениях количественных признаков у особей разного пола. Не является исключением и остроухая ночница (Myotis blythi (T o m e s, 1857). Половые различия в значениях краниометрических признаков особей этого вида были отмечены, в частности, И.К.Рахматулиной (1980).

Цель настоящей статьи — дать общее описание полового диморфизма в изменчивости краниометрических признаков остроухой ночницы и разработать алгоритм диагностики пола по этим признакам. Материалом для исследования послужили музейные и рабочие коллекции черепов остроухих ночниц Зоологического музея и кафедры зоологии позвоночных Московского университета, Зоологического музея Кневского университета, Зоологического института Российской АН, Института зоологии АН Азербайджана, Зоологического музея Центрального научно-природоведческого музея НАН Украины. Некоторые черепа были получены для обработки из экспериментальной базы "Черноголовка" Института проблем экологии и эволюции РАН. Автор выражает признательность сотрудникам этих учреждений, предоставившим возможность работать с коллекциями черепов ночниц.

Материал и методика. Было изучено 274 черепа, представляющих, по классификации П.П.Стрелкова (1972), 3 подвида остроухой ночницы: европейская остроухая ночница (*M. b. oxygnathus*) представлена выборками с Балканского полуострова и сопредельных территорий центральной Европы, а также Карпат и Крыма; переднеазиатская остроухая ночница (*М. b. omari*) — выборками с о. Крит, Северного Кавказа, Закавказья, Северного Ирана и западной и центральной части Туркменистана; материал по гималайской остроухой ночнице (*М. b. blythi*) был собран с территории Средней Азии и южного Казакствна от кряжа Кугитанг до Алма-Аты. Сведения о количестве изученных особей приведены в табл. 1. Большинство особей были взрослыми, 6 особей — возможно, полувзрослыми. Для статистического анализа использовано 27 краниометрических признаков. Исследование межполовых различий проводилось посредством шагового дискриминантного и канонического анализа. Список промерюв и условные обозначения приведены в предыдущем сообщении (Дзеверин, 1995). Там же охарактеризованы методика измерения и статистические методы. Вычисления проводились на ПЭВМ типа ЕС-1841 с помощью статистического пакета CSS/3 (Stat Soft Inc., 1991, США).

Результаты. В изученных популяциях остроухой ночницы половой диморфизм в размерах черепа выражен весьма слабо. Даже у признака, о достоверности полового диморфизма которого можно говорить с наибольшей уверенностью — MOLB (F = 14,6; p = 0,02%), — средние значения отличаются у самок и самцов лишь на 0,16 мм (9,24 мм у самок и 9,08 мм у самцов). Построить сколько-нибудь надежную дискриминантную функцию, основываясь на объединенной выборке остроухих ночниц из всех место-обитаний, оказалось невозможным. В ходе шаговой процедуры в модель были включены 13 признаков (MOLB, OCCH, ORB1, MDL2, MASTB, ZYGB, SQB, MDL3, MXT2, MDH, MDL4, MDB1, GMDL), на основании чего была построена дискриминантная функция, позволяющая правильно определять половую принадлежность примерно 77% особей (90,8% самок и 47,8% сам-

Т а б л и ц а 1. Количество изучениых особей и оценки достоверности полового диморфизма в 4 группах остроухих ночинц

T a b l e 1. Number of individuals studied and sexual dimorphism confidence evaluation in 4 lesser mouse-eared bat groups

Группа	Количество особей			Квадрат дистанции	F	p, %
	Всего	Самки	Самцы	Махаланобиса	_	, ,
M. h. oxygnathus	76	33	43	5,576	5,05	0,0002
западные <i>М. b. omari</i>	46	28	18	5,369	3,50	0,23
восточные M. b. omari	56	50	6	8,678	2,61	1,1
M. b. blythi	96	73	23	3,658	5,01	0,0006

Т а 6 л и ц а 2. Коэффициенты кановической функции, вычисленной для определения пола европейских остроухих ночикц

Table 2. Canonical variate coefficients calculated for M. b. oxygnathus sexing

Признак	Коэффициент		
MASTB	3,354		
MDB3	-1,621		
ORBI	2,678		
CANB	-0,734		
ORB2	0,836		
<b>FMB</b>	1,327		
MDBI	-1,642		
MXT2	-1,716		
SQB	1,076		
MDL4	1,354		
MDH	-3,506		
MDL2	-2,245		
MOLB	1,250		
MAXL	1,279		
<b>GMDL</b>	-0,676		
MDL3	1,569		
Свободный член	-39,095		

Таблица5. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения полагималайских остроухих ночили

T a b l e 5. Canonical function coefficients caicalated for M. b. blythi sexing

Признак	Коэффициент		
OCCH	1,562		
ORB2	1,284		
MOLB	-2,046		
FMB	2,390		
MDL1	-1,793		
PREMB	1,622		
<b>GMDL</b>	1,154		
ZYGB	-1,005		
SQB	0,825		
MDL2	-0,622		
Свободный	-8,187		
член	U, 107		

ТаблицаЗ. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола представителей западных популяций М. b. omari

T a b l e 3. Canonical variate coefficients calculated for western M. b. omari populations sexing

Таблица 4. Коэффициенты канонической функции, вычисленной для определения пола представителей восточных популяций М. b. omari

T a b l e 4. Canonical variate coefficients calculated for eastern M. b. omari populations sexing

Признак	Коэффициент	Признак	Коэффициент
MDLI	-3,001	MDL4	0,885
ZYGB	1,328	MDBI	-0,946
	•	ZYGB	2,205
MDL2	-1,901		•
PREMB	-1,775	MOLB	-2,941
ORB2	2,111	MXT1	2,215
MDH	-3,981	BRCL	-2,906
MDL4	3,019	OCCH	1,632
MASTB	3,686	GL	1,376
BRCB	-3,402	BRCB	2,395
ORBI	2,713	ORBI	-2,251
MDB3	0,667	CANB	1,830
<b>FMB</b>	-1,203	MXT2	-2,043
Свободный член	-13,236	Свободный член	-48,517

цов). Такая функция свидетельствует фактически только о большей изменчивость самцов по этим признакам и, естественно, не имеет никакой практической ценности.

Эту слабую дискриминируемость можно предположительно объяснить полиморфностью вида и влиянием внешних условий на половой диморфизм. В анализе половой изменчивости остроухих ночниц следует учитывать не только локальные изменения уровня и направленности полового диморфизма, как в европейских популяциях водяной ночницы (Воgdanowicz, 1992) или восточноевропейских и азиатских популяциях прудовой ночницы (Дзеверин, 1995), но и влияние подвидовой принадлежности.

Анализируя особенности полового диморфизма остроухих ночниц из разных регионов, удалось разделить видовой ареал (точнее, представленную в материалах территорию) на 4 части, в рамках каждой из которых различия самцов и самок достаточно единообразны, чтобы строить относительно надежные дискриминантные или канонические функции. І часть соответствует подвиду М. b. oxygnathus, II — западным популяциям М. b. omari (Крит, Северный

T а б л и ц а б. Границы разбиения, центры групп и результиты дискриминации в 4 группах остроухих ночниц

T a b l e 6. Splitting borders, group centroids and discrimination results in 4 lesser mouse-eared bat groups

Группа	Граница разбиения	Центры групп		Правильно определено	
		Группа самок	Группа самцов	особей	%
M. b. oxygnathus	-0,265	-1,318	1,12	66	86,84
западные M. b. omari	0,437	-0,887	1,379	41	89,13
восточные M. b. omari	1,856	0,310	2,583	54	96,43
M. b. blythi	1,097	-0,453	1,439	82	85,42

Кавказ, большинство изученых популяций Закавказья), III — восточным популяциям этого подвида (популяции Азыхской пещеры в Гадрутском р-не Нагорного Карабаха, Северного Ирана, западного и центрального Туркменистана), IV — номинативному подвиду *М. b. blythi*.

Количества особей и оценка достоверности полового диморфизма у представителей четырех групп приведены в таблице 1. Во всех случаях с помощью шагового метода были выделены признаки для включения в модель дискриминации и построены канонические функции. Коэффициенты этих функций приведены в таблицах 2 — 5, а границы разбиения, центры групп и результаты дискриминации — в таблице 6. Полученные канонические функции могут быть использованы при лабораторном определении пола особей по краниометрическим признакам. Общие результаты определения половой принадлежности у остроухих ночниц (объединенные по всем 4 группам) приведены в таблице 7.

Обсуждение. Характер полового диморфизма у остроухих ночниц весьма своеобразен и трудно поддается общему описанию и трактовке.

У самцов *M. b. oxygnathus* шире, чем у самок, основание мозговой капсулы (мастоидная ширина, затылочное отверстие, расстояние между суставными отростками чешуйчатых костей больше, чем у самок) и межглазничный промежуток, тогда как у самок основание мозговой капсулы и межглазничный промежуток относительно более узки.

Самцы и самки западных *М. b. omari* отличаются, в первую очередь, длиной нижнего зубного ряда, который у самцов сравнительно более короткий, чем у самок.

Таблица 7. Результаты дискри-

У самцов восточных *M. b. omari* нижняя челюсть и верхний зубной ряд длиннее, чем у самок, а скуловые дуги расставлены шире, в то время как для самок характерны тенденция к укорочению нижней челюсти и верхнего зубного ряда, а также к уменьшению скуловой ширины.

Для M. b. blythi характерны следующие проявления полового диморфизма по краниометрическим признакам: череп у самцов выше, чем у самок, скуловые дуги расставлены уже, нижняя челюсть и нижний зубной ряд короче, межмаксиллярное расстояние больше, а расстояние между ветвями нижней челюсти и зубными рядами на

Таблица7. Результаты дискриминации 274 особей остроухой ночинцы, объединенные по 4 группам (строки — наблюдаемое соотношение, столбиы — прогноз)

T a b l e 7. Discrimination results for 274 lesser mouse-eared bat specimens of 4 groups polied into one set (lines — observed ratio, columns — expected ratio)

Группа	Резул дискрив	Пра- вильно опре- делено,	
	Самки	Самцы	%
Самки	170	14	92,39
Самцы	17	73	81,11
Всего	187	87	88,69

уровне 3-х коренных — меньше; для самок характерны более низкий череп, шире расставленные скуловые дуги, удлиненные челюстные структуры, уменьшенное межмаксиллярное расстояние и увеличенные расстояния между ветвями нижней челюсти и зубными рядами на уровне 3-х коренных.

Существенно также и то, что вследствие корреляционных зависимостей различия в пропорциях черепа в значительной мере нивелируются, и для выявления реальных трендов вариации черепных структур необходимо использовать статистические методы, позволяющие исключить влияние межпризнаковых взаимодействий.

Для полового диморфизма остроухих ночниц весьма существенным представляется влияние географического фактора. Примечательно в этом плане распадение подвида М. b. omari на 2 подгруппы, характер полового диморфизма в которых совершенно различен. Не исключено, что данное различие отражает некие принципиальные особенности характеров изменчивости соответствующих групп популяций. Для более обоснованных суждений о природе данных отличий необходимо привлечь дополнительный материал, поскольку имеющиеся данные позволяют с уверенностью говорить лищь о самом факте различия. Граница между группами также требует выяснения. Как явствует из имеющихся данных, остроухие ночницы из Грузии, Армении и западной части Азербайджана (Шахбузский и Казахский р-ны) относятся к "западной" группе, тогда как в Нагорном Карабахе встречаются популяции как "западного" (популяции из г. Шуща и Тагларской пещеры в Шушинском р-не), так и "восточного" (популяция Азыхской пещеры) типа. Не исключено поэтому, что граница между группами проходит по центральной части Закавказья. Анализ различий между западными и восточными M. b. omari и определение границы между группами могли бы стать предметом специального исследования, для чего необходимо было бы привлечь материалы, взятые из местообитаний, расположенных восточнее Азыхской пещеры.

В значительной мере неясными остаются и механизмы формирования, равно как и экологическое значение, полового диморфизма летучих мышей. Дж. С. Финдли и Дж. Л. Траут (Findley, Traut, 1970), основываясь на анализе географической вариации западного нетопыря (*Pipistrellus hesperus*), связывают экогеографическую изменчивость межполовых различий особей этого вида с прямыми и косвенными климатическими влияниями, а также с межполовыми различиями в поведении. Обе эти группы факторов, скорее всего, влияют и на изменчивость остроухих ночниц. К тому же следует отметить относительно высокий уровень изменчивости социального и, в частности, репродуктивного, поведения, наблюдаемый у *М. blythi* (Horácek, Gaisler, 1985—1986). Какие именно внешние факторы воздействовали дифференциальным образом на организации ночниц разного пола, и какими путями происходило закрепление полового диморфизма, остается пока неясным.

- Дзенерін І.І. Екогеографічна варіація характеру статевого диморфізму деяких видів нічниць (Mammalia, Chiroptera, Myotis) // Актуальные проблемы экологической гистологии. Днепропетровск: Изд-во ДГМА, 1994. С. 56—58.
- Дземерин И. И. Половой диморфизм в значениях краниометрических признаков прудовых ночниц (Chiroptera) // Вестн. зоологии. 1995. N 1. С. 62—66.
- Рахматулина И. К. Материалы по экологии рукокрылых Азыхской пещеры // Рукокрылые (Chiroptera). М.: Наука, 1980. С. 154—179.
- Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta theriol. 1972. 17, N 28. S. 355—380.
- Bogdanowicz W. Sexual dimorphism in size of the skull in European Myotis daubentoni (Mammalia, Chiroptera) // Prague Studies in Mammalogy.— Praha: Carolinum-Charles Univ. Press, 1992. -- P. 17-25.

- Dulic B., Mrakovcic M. Morphological characteristics of a population of Pipistrellus savii from some Adriatic islands // Myotis. 1983-1984. 21—22. P. 37-40.
- Findley J. S., Traut G. L. Geographic variation in Pipistrellus hesperus // J. Mammal. 1970.— 51, N 4. P. 741 765.
- Horucek 1., Gaisler J. The mating system of Myotis blythi // Myotis. 1985-1986. 23—24. P. 125-130
- Horucek I., Hanak V. Comments on the systematics and phylogeny of Myotis nattereri (Kuhl, 1819) // Ibid. 1983-1984. 21-22. P. 20-29.
- Sigmund L. Relatives Wachstum und intraspezifische Allometrie der Grossmausohr (Myotis myotis Borkh.) // Acta Univ. Carolinae Biologica. 1964. 3. S. 235—303.

Институт зоологии НАН Украины (252601 Киев)

Получено 12.01.95

## ЗАМЕТКИ

Современное распространение Mus spicilegus в Слобожанской Украиме. — Предполагасмая северо-восточная граница ареала курганчиковой мыши находится в пределах Полтавской, Харьковской и Луганской обл. Украины. До сих пор имеются упоминания лишь о пяти находках вида в окр. Харькова (Шарлемань, 1937) и в прилежащих к нему районах: Ново-Водолажский р-п. Мерефа, на юг от р. Мжа; между Мерефой и Красноградом; Змиевский р-н, разъезд Занки (Мигулін, 1937, 1938); там же, Гайдары (Медведева, 1950; Ладыгина, 1964).

Переопределение коллекционных сборов Mus musculus из различных зоологических музеев (ИЗК, ЗИН, КГУ, МГУ и др.) позволило идентифицировать Mus spicilegus в сборах Музея Природы Харьковского университета еще в трех пунктах (n=32, шкурки и черепа, по первичным этикеткам все обозначены как "Mus sergii"): Ново-Водолажский р-н (1 экз., "поле", 1957, Орлова); Змиевский р-н, разъезд Занки, с. Лиман (6 экз., "поле возле бора", 1957-1958, Орлова); там же, Донецкая биостанция (25 экз., "пески лев. бер. Донца", 1936, Селезнев).

По архивным материалам Харьковской обл. СЭС (исследования В.В. Сивкова) вид зарегистрирован в период 1954—1962 гг.: Харьковский р-н, ст. Рогань (склон балки, молодой сад, лесополоса, 1961); Сахновшинский р-н, Красный Лиман (скирды, 1957); Змиевский р-н, Гайдары (опушка леса, лесополоса, склон балки, выгон, кукуруза, 1954, 1959—1962, озимь, гречиха, скирды, пески, 1958); там же, Аксютовка (стерня кукурузы, 1958); Красно-кутский р-н, Колонтаево (сахарная свекла, суданка, стерня овса, 1957); там же, Козиевка (просо, 1958); Купянский р-н, Сеньково (скирды, 1957).

В течение плановых полевых исследований областной СЭС вид отмечен в 1988—1993 гг. в следующих 12 пунктах (курганчики): Харьковский р-н, Рогань (многолетние травы, 1992); Купянский р-н, Ивановка (стерня, 1993); Вовчанский р-н, Гонтаровка, 3 км вост. (стерня, 15 кург/км, 1995); Велико-Бурлуксций р-н, Ср. Бурлук, 3 км сев.-зап. (стерня, 4 кург/км, 1995); Шевченковский р-н, Петрополье (стерня, 1988); Балаклейский р-н, Червона Гусаров-ка (многолетние травы, 1989); Лозовской р-н, Братолюбовка (кукуруза, 1989); Красноградский р-н, Ленинское (многолетние травы, 1990); Великий Бурлук (кукуруза, 1990); Чугуевский р-н, Каменная Яруга (лесополоса, подсолнечник, 1991); Изюмский р-н, Каменка (цели на, 1993); Дергачевский р-н, Слатино (стерня пшеницы, 1993).

Суммарно вид отмечен в регионе в 1936—1938, 1954—1962, 1988—1994 гг., в основном на основании наблюдений курганчиков. В агроценозах на 1 км маршрута отмечается до 15—20 курганчиков; их размеры 0,7—1,2 м в диаметре, высота до 0,4 м, зимовочная камера на глубине до 0,6 м; кормовые запасы — от 1 до 6 кг семян (часто с колосьями) лисохвоста, суданки, подсолнечника, сорго, др. Представления об ограниченном распространении М. spicilegus в регионе следует пересмотреть. Очевидно, что вид широко распространен по югу Средне-Русской возвышенности, включая юг Сумской, Белгородскую, Луганскую, и Полгавскую обл., для которых вид до сих пор не указан.— И. В. Загороднок (Институт зоологии НАН Укранны, Квев), В. А. Наглов, А. В. Зоря (Харьковская областная СЭС).